数理解析研究所講究録
第1751巻 2011年 131-139

離散ラプラス作用素の反復力学系による蝶の翅紋様の実現とこれに基づく進化モデルの構成

岡田蓉子(日本大学文理学部情報システム解析学科卒業)
鈴木　理(日本大学文理学部情報システム解析学科)
矢田　脩(九州大学総合研究博物館)

概要

離散ラプラス作用素の概念を導入しその反復力学系を考える。この力学系は湧き出しと拡散の状態を指定して拡散現象を記述するセルラ・オートマトンのひとつである。これをもちいて次ぎのことがらを研究する:(1)蝶の翅紋様を再現する。魚あるいは動物等の縞模様・斑点模様等についてのシミュレーションは様々知られているが、蝶の翅紋様のスポット斑あるいは目玉紋様を実現したものは知らていない。(2) これに基づき生物のボディ・プランニングについての進化の数理モデルを構成する。これにより進化の数理について新しい知見をうる。(3)チューリングの方法と比較検討する。

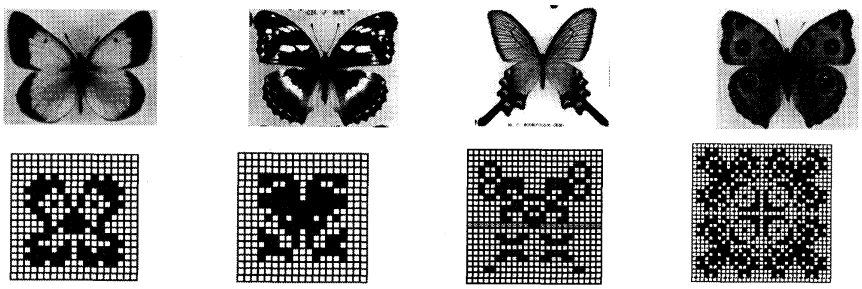
(序)

蝶の翅紋様を見ると誰しもその美しさに打たれ、その成り立ちについて知りたくなるであろう。本研究においては我々の導入した離散ラプラス作用素の反復力学系を用いて蝶の翅紋様の実現を行なう。また、最近のエボデボの知見と比較することにより進化・ボディプランニングのメカニズムを解明する。次の順序で考察する。

(1)まず、近傍、湧き出しを設定し蝶の翅紋様を実現する。ここでは蝶の翅が4枚あること、左右対称であることを根拠としてひとまず対角ノイマン近傍に限り、湧き出しの選択によりどのように異なった紋様が生成されるかを考察する。特に(1)目玉文様(2)アゲハチョウ、シジミチョウ等にみられる尾状突起(3)キチョウ、キベリタテハにみられる外縁紋の形成規則を見出す。

(2)次に我々の構成をエボデボから得られる知見と比較することにより生物が実際に行なっているボディ・プランニングがどこまで我々のシミュレータで再現されるかを考える。次の対応を考えることにより実行する。(1)ツールキット遺伝子に見られる反復作用を離散ラプラス作用素の反復力学系に置き換える。(2)胚を湧き出しに置き換える。(3)ツール・キットの進化を湧き出しの変化、近傍の変化に置き換える。これらをもとにシミュレーションを行い現実の蝶の翅紋様と比較する。

以上の考察から得られた紋様の一例を述べる。組織だった考察はあとで与える。



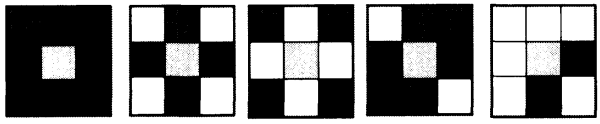
(3)チューリング・パターンの方法は現在もシミュレーションに君臨している主要な方法である。そこでDNAレベルの進化構造とチューリングの方法との関係を見出すことを視野に入れて我々の方法との関係を考察する。

2. 離散ラプラス作用素の反復力学系([1])

平面に格子をとり格子点とセルを同一視する。各セル上で0または1をとる関数のつくる空間Fを考え、$f \in F$について次の離散ラプラス作用素を定義する：

$$\Delta_{U_p} f(p) = \sum_{q \in U_p} (f(q) - f(p))$$

ここでU_pは近傍とよばれており、考えられている格子点$p \in L$に隣接するセルの一部分を表している。幾つか例を述べる(下図)。近傍は拡散の方向を記述する。



Moor　Neuman　Diag Neuman　Hexagonal　Sierpinski

これを基礎として次の反復力学系を考える。$f_0 \in F$をとり、$\{f_n\}$を次のように定める：.

$$f_n(p) = \Delta_{U_p} f_{n-1}(p)$$

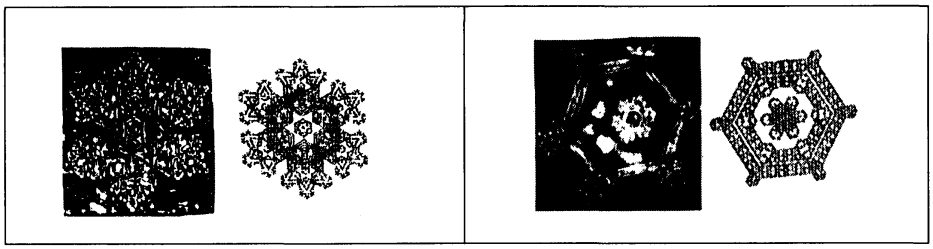
これを離散ラプラス作用素の反復力学系という。以下一定の正数Mをとり周期条件の下で考える。つまり径がMとなるトーラス上で力学系を考える。

3. コンピュータ・シミュレーション([1])

幾つかコンピュータ・シミュレーションを与える。

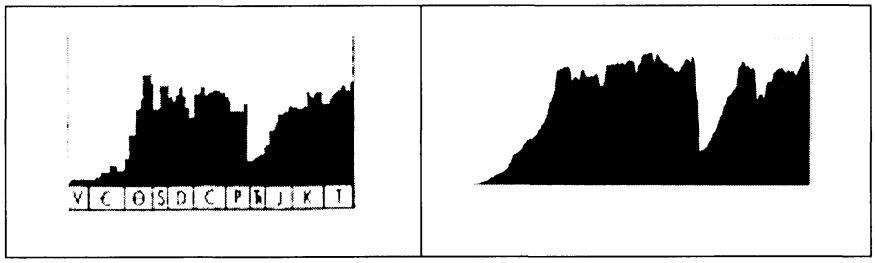
(1)水の結晶

この力学系はノイマン近傍を取るとき通例のラプラス作用素の離散化になっていることに注意する。したがって物理現象の記述する可能性がある。実際、水の結晶はよく実現されていると言える。



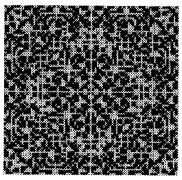
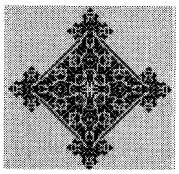
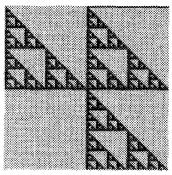
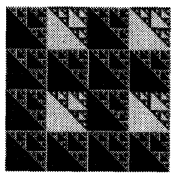
(2)古生物の進化

下図左は棘皮動物の属の個数を化石の分布から再現したものであり、下図右はサイズM=128のラティスをとり、湧き出しを一点としてMoore近傍によりシミュレーションしたものであり、1の個数の時間変化の表である。偶然とは思えないほどによく古生物の個体数の時間変化を記述しているといえるであろう。この理由については まだ十分に解明されてはいない。今後の課題である。



(3)デザイン・パターン

様々な絨毯、レース、小紋、こぎん等の西洋・日本のデザインをよく実現する。

(4)花のデザイン

花のデザインはまだ組織的に行われてはいないが、これも実現可能性を持っていることを述べておく。

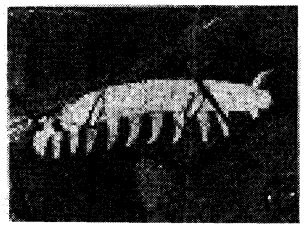
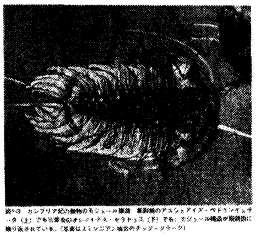
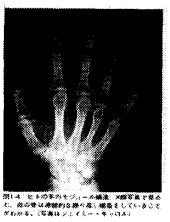
最後に次の事柄に注意する：セルラ・オートマトンを用いたこれらのシミュレーションと類似のものは他に見られるが、我々が得意とするところはこれらが一括して同一の離散ラプラス作用素の反復力学系により実現されるということである。

3. エボデボによる進化の記述([2])

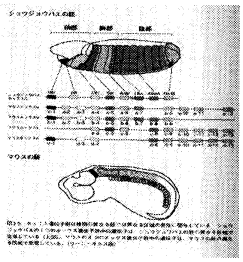
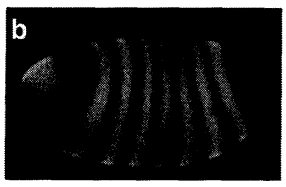
最近の組織化・進化に関するエボデボ(Evolutionary Developmental Biology))の進歩は幾つかのボディ・プランニングのメカニズムについて新たな知見を与えている。実際、ボディ・プランニングの基本はそのツールキット遺伝子とその作用を発現するか否かを決定するスウィッチ・メカニズムの共同作業によるものである。この機構は大腸菌のような下等な生物から高等な哺乳類にまで共通する進化機構であるということに注意する。

(1)ツールキット遺伝子

最近のエボデボにおける進歩は新鮮な知見のひとつは身体がどのように構成されているかについて答えを与えているところにある。またそこには一定の生成規則とその反復により身体が構成されるというフラクタル構造のあることを教えてくれる。アルカディア生物群には前後という機能区別が見出されていない。カンブリア紀においてはこれが現れている。三葉虫にはこのことが明確に現れている。

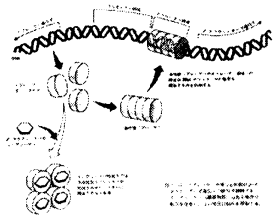




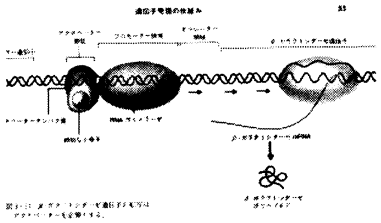
体の構成は卵球上に緯度・経度を書き込むことによりまず前後の向きが決められる。次に左右の方向に構造を作り出す点が記されて羽あるいは手が作られる。また、体のどの部分がどのように発現するかは高等動物・下等動物を問わずにあらかじめその機能を発現遺伝子が配置されていることが分かる(下図参照)。

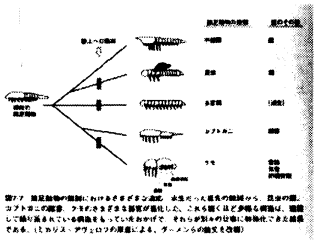
(2)スウィッチ機構

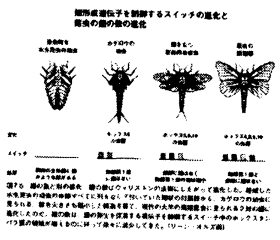
生物の体の構成の多様性は所謂スウィッチ機構によりなされている。多様性の発現は次ぎの手続きによりなされる。まず、その上流においてその性質を発現する遺伝子にプロモーターが作用して、その結果下流に於いて実際に発現されるかどうかが決められる。次にアクチベーターのスウィッチが on するか off するかによりその決定がなされる。これはスウィッチ機構と呼ばれている。





次に実際の例を幾つか述べる。多様性を生成する機構が見てとれる。

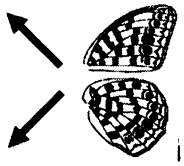




4.エボデボによる蝶紋様の生成の記述([2],[4],[8])

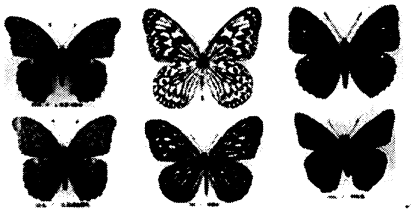
蝶の翅紋様についても前節で述べたことがらが成り立っておりその集大成があの美しい蝶の翅紋様を作り出している。ここでは蝶の翅紋様の生成についての基本的事実とこれに対するキャロル氏の得た結果を述べる。

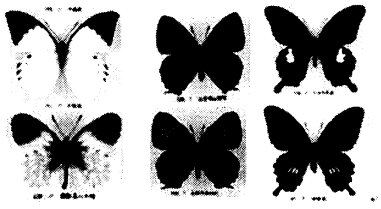
(1) **羽の生成の初期状態は蛹に変化する直前の胚である。**ここから放射状の拡散により翅が構成される(下図左)。



(2) **蝶には頭部と尾部がある。**これがどのように決められるのかを明らかにした。

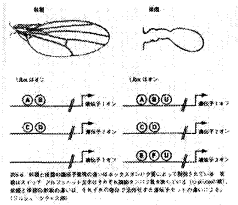
(3) **蝶の羽の構成の基本的な事実は羽根の枚数が4である。**このことの遺伝子レベルでの根拠を見出した。翅の前後同現性に注目する。蝶によっては前翅と後翅が極めて類似している場合とそうでない場合が現れる(下図):

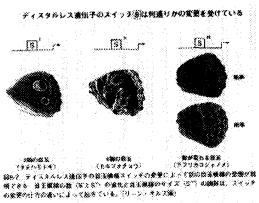


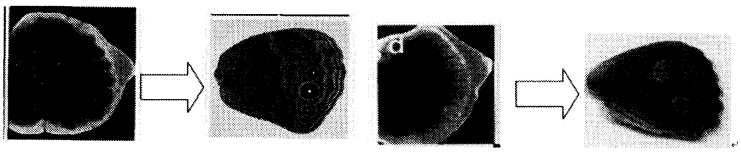


また、後翅は前翅より小さいという傾向がある。これを発現する Hbx 遺伝子を見出したことである(下図左)。

(4) 目玉紋様の生成:もう一つの重要な発見はいわゆる目玉文様がどのように作られるかについてのメカニズムが明らかにしたことである(下図右)



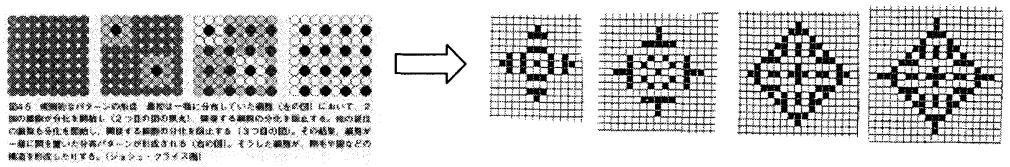




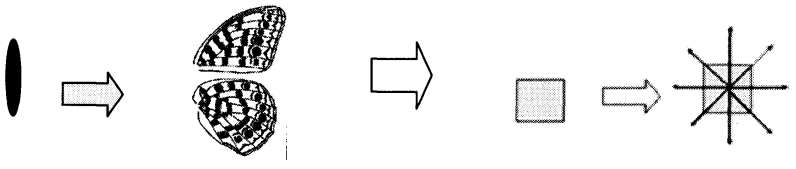
3. 離散ラプラス作用素の反復力学系によるエボデボの実現

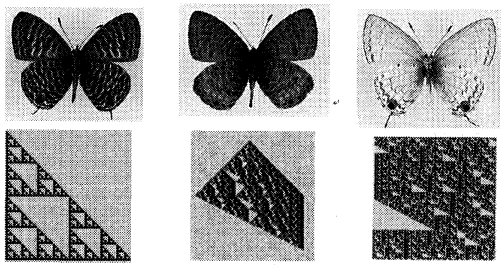
蝶の翅の生成から得られる基本的な要請を離散ラプラス作用素の反復力学系に見出し、エボデボの数学的な定式化の可能性を見出す。そのためシミュレーションを行なうための幾つかその要請を述べる：

(1) 羽の生成のツールキットは離散ラプラス作用素である。ツール・キットの反復作用は離散ラプラス作用素の反復力学系に読み替える。近傍の取り方により拡散の方向が決められる。これは様々な種類のツールキットが与えられていると考えてよい。反復力学系はツールキットの生成規則のフラクタル構造と考えることができる。実際にキャロル氏が着目している組織化の現象(下図左)は我々のシミュレーションのなかに見出される。ノイマン近傍の場合の拡散の様子を述べる(下図左)。



(2) 羽の生成の初期状態は小さい湧き出しとする。胚から放射状の拡散により翅が構成される(下図左)。我々はこれを次のように理解する：胚は小さい湧き出し点でありこれが離散ラプラス作用素により拡散される(下図右)。従って基本的には放射状の拡散であると言える。

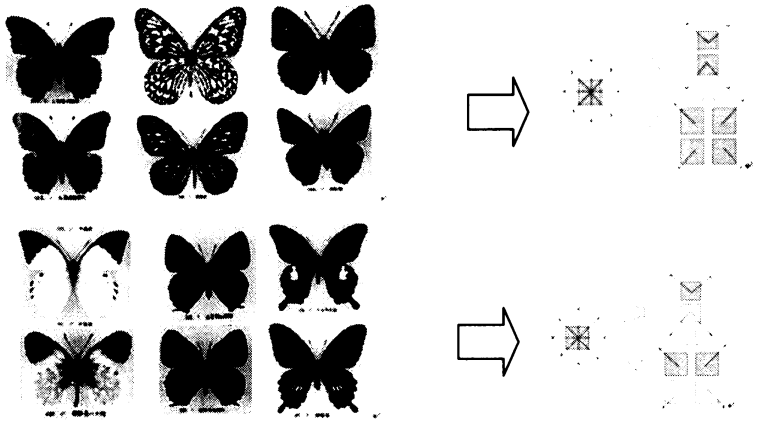




(3)蝶の羽の枚数が４であり前翅と後翅の紋様に相違があることがある。従ってまず対角ノイマン近傍を考えるのが標準的であると言える。次に上に述べた相違を実現するた

めに何らかの前後を区別する機能を用意する。対角ノイマン近傍の他にノイマン近傍あるいはムーア近傍のように拡散が四方向あるいは八方向に拡がっていても、その方向を制限する効果があって実現可能であることも予想される。

(2)羽の上下対称性は seeds の非対称性に置き換える。

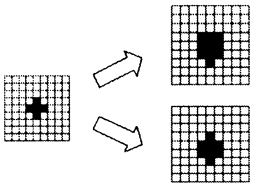


4. 離散ラプラス作用素による実現

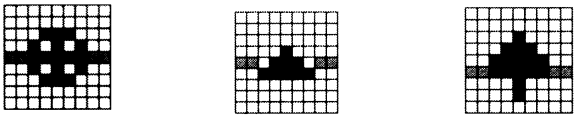
以上の考察のもとにシミュレーションの解析を行なう。シミュレーションを実行するにあたり、次の解析法を基本とする：

(1)Neighborhood Analysis:近傍の取り方により拡散の方向が決められる。蝶の翅紋様のシミュレーションではシエルピンスキー近傍または対角ノイマン近傍をとることが基本的であると考えられる：

(2)Seed Analysis：湧き出しのとり方によるパターンの変化を考える。湧き出しの上下対称性は外縁紋をつくり上下非対称性はスポット紋様をつくることが観測される(5節の縁・スポット紋様の作成を見よ)：



(3)Separation Analysis:拡散方向の分離について解析を行なわなくてはならない。これは翅が4つからなり、前翅と後翅の非対称性の記述を行なう。意外なことにこの操作により尾状突起が構成される(6節を参照せよ)。

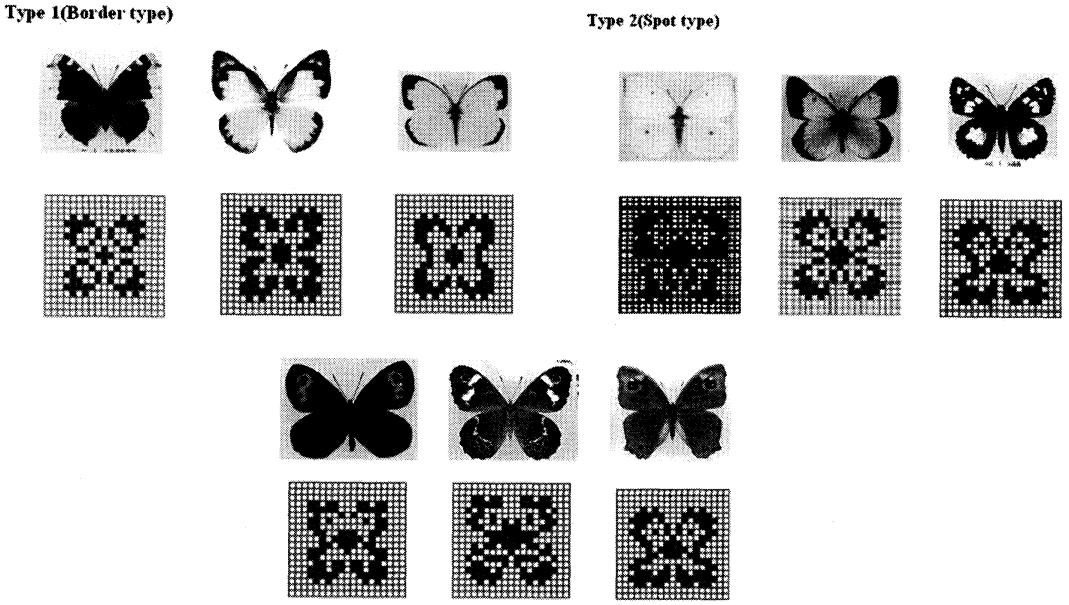


以上に述べた条件がどのように翅紋様を作るかを実験する。ここでは近傍(このとき対角ノイマン近傍を取っている)を変化させることなく seed の変形と拡散の分離のみのを実行することにより多くの変形が得られる例を与えることを示す。次の主題に分けて実現することを考える：(1)外縁斑・スポットの生成、(2)マダラ紋様の生成 (3)目玉紋様の生成、(4)尾状突起の生成を述べる。生成についての過程について

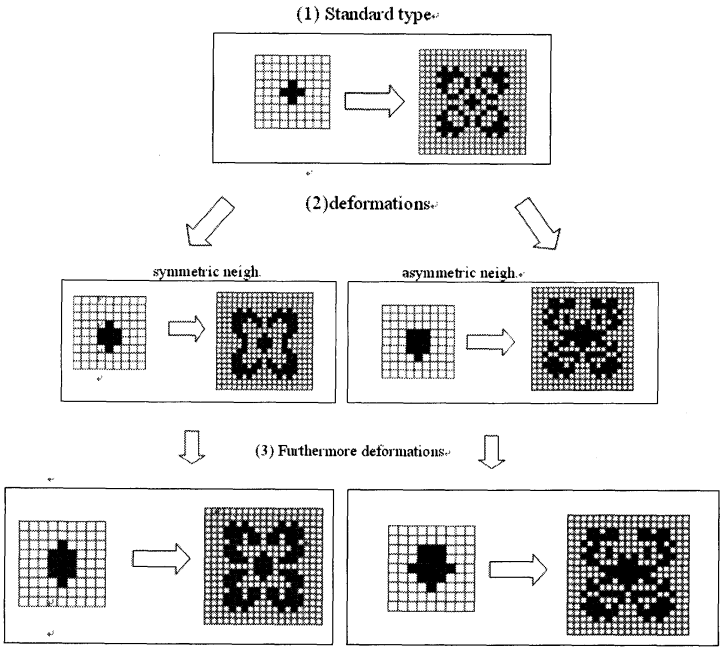
の考察ははじめの１つの主題に限りあとは結果のみを述べる([7])。

5. 外縁斑・スポット模様の生成

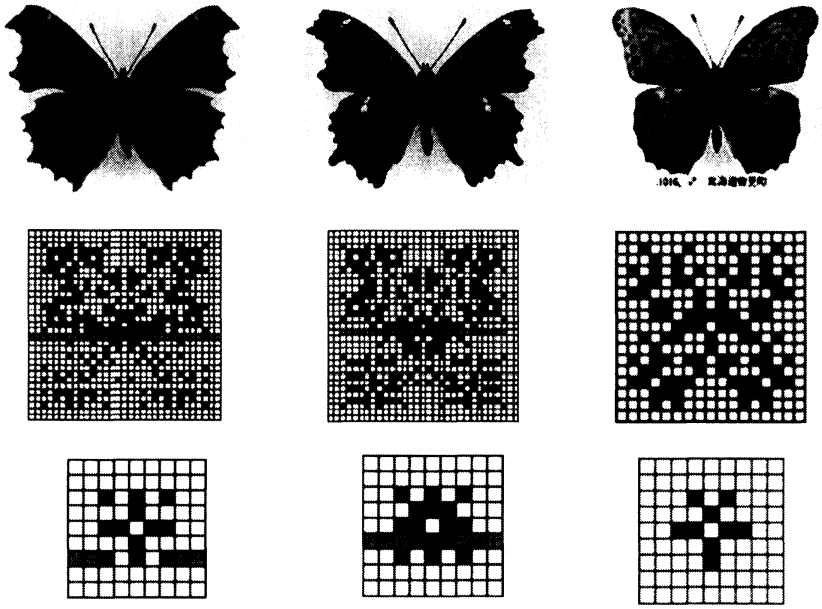
この節では外縁斑・スポットの生成を行なう。幾つかシミュレーションを述べ、Standard Type と呼ばれる基本形から seeds の上下対称性の有無により前後同規性、さらに外縁斑あるいはスポット紋様が得られることを示す。まず、幾つかシミュレーションの結果を与える。



次に進化モデルの構成を念頭において組織立った作成法をのべる。Standard Type をまず用意して seeds の対称性を変化させると上記の外縁斑とスポット紋様が区別されて現れていることが分かる。これは我々のシミュレーションによりスイッチ機構が実現可能なのではないかと期待させる。

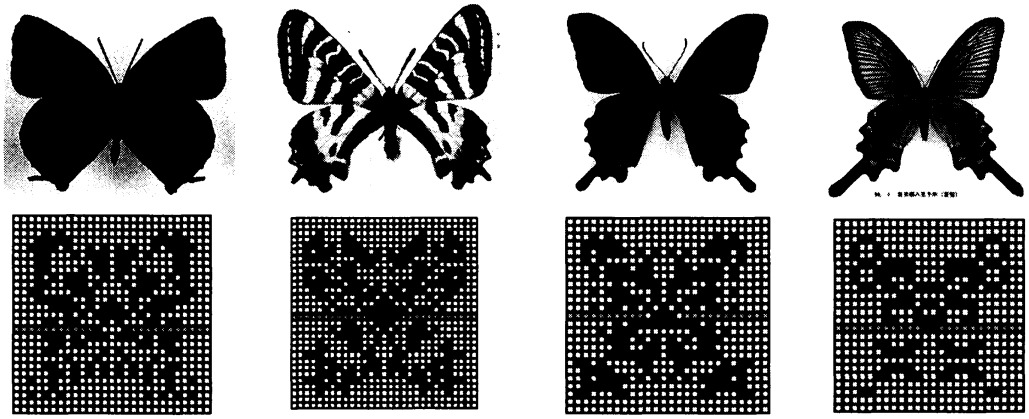


6. マダラ模様の生成

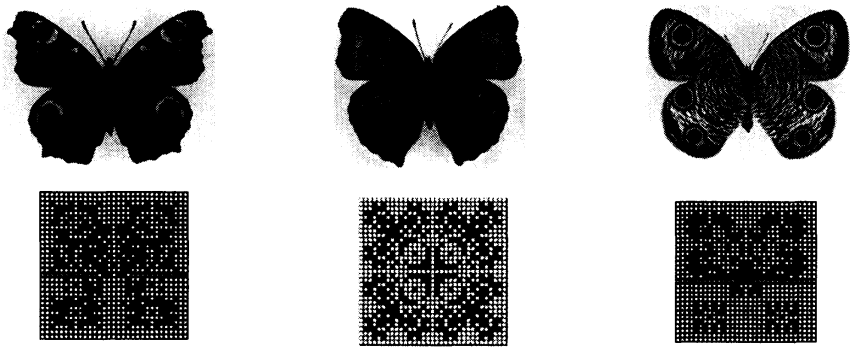


※緑色のマス目は、前後翅を区別するための壁である。

7. 尾状突起の生成



8. 目玉模様の生成



9. チューリング・パターンとの比較([3])

チューリングによるシミュレーションとの比較検討を行なう。現在魚の表皮模様、シマウマの縞模様の実現にはチューリング・パターンによる方法が有効とされている。キャロル氏は著書([3])においてチューリングの方法は正しくない

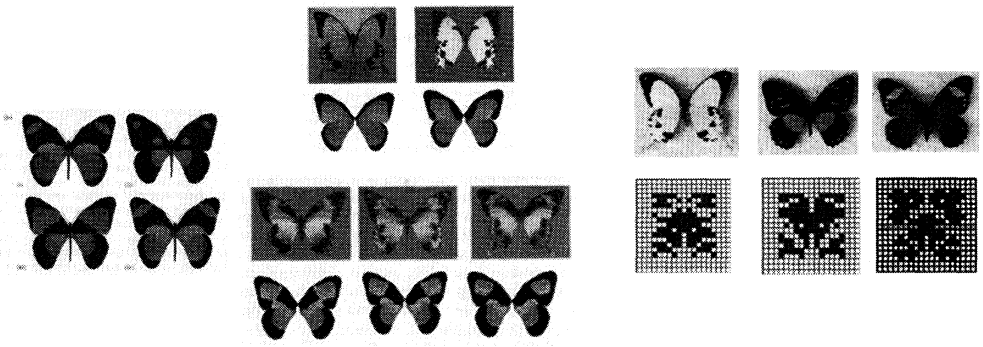
と主張しているが、チューリングの方法も無視するわけには行かないと思われる。我々の考えは遺伝子レベルの議論とその総体として生じるマクロな現象とを区別すべきであるというものである。幸い我々のシミュレータの連続極限をとると通常の拡散方程式に移行することに注意する：

$$\{\Delta^n f : n = 1,2,...\} \Rightarrow \frac{\partial f}{\partial t} = \Delta f, \quad \Delta f = \frac{\partial^2 f}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 f}{\partial y^2}$$

従って我々の方法とチューリング・パターンの作成でよく知られた Gierer -Meinhardt の方程式

$$\begin{cases} \dfrac{\partial u}{\partial t} = \Delta u + f(u,v) \\ \dfrac{\partial v}{\partial t} = d\Delta v + g(u,v) \end{cases}$$

と方法を比較可能となる。従ってエボデボの知見とチューリングの方法を我々のシミュレーションを仲立ちとして比較するが可能である。これを具体的に遂行することは興味ある主題といえる。最後に我々と彼等の結果を比較する([3])(左図チューリングの方法によるもの。右図我々の方法による)。



(ここで用いられた蝶の標本写真は「原色蝶類検索図巻」北隆館(1990)による)

参考文献

[1]M. Aiba, K. Maigaito, O. Suzuki, Evolution model described by iteration dynamical system of discreteLaplacian on the plane lattice, 第2回生物数理とその応用、京都大学数理解析研究所考究録、179-184(2006)

[2]キャロル:シマウマの縞と蝶の摸様」光文社版

[3]松下　貢(編):生物に見られるパターンとその起源,非線形・非平衡現象の数理,Vol.3,東京大学出版会(2006)

[4]S. Narita, M. Nomura, Y. Kato, O. Yata and D. Kageyama: Molecular phylogeography of two sibling species of *Eurema* butterflies. *Genetica*, 131(2007)241-253

[5]O. Suzuki:Recent developments on the iteration dynamical systems of discrete Laplacians, Proc. of IKEM(2009)(Weimar)

[6]O. Suzuki(with Y. Makino, C. Hadlich, G. Guerlebeck, A. Kimura):Iteration dynamical systems od discrete Laplacians on the planelattice(Its mathematical structure and computer simulations of designs), 数理解析研究所講究録1552「力学系の最近の発展」京都大学数理解析研究所,2007, 107-115

[7] O. Suzuki(with Makoto Mori and Yasuo Watatani): Representations of Cuntz algebras on fractal sets, Kyushu J. Math. vol. 61,443-456(2007)

[8]H. Umada and O. Yata:Comparative morphology of the genus *Chilasa* (Lepidoptera, Papilionidae). *Trans. lepid. Soc. Japan* 57(1)2006,34-42